

**WAGNER ELIAS CARDOSO**

**ESTUDO MORFOFUNCIONAL DO INTESTINO DOS PEIXES  
ANTÁRTICOS**

*Lepidonotothen nudifrons* E *Notothenia rossii*  
**E SUA RELAÇÃO COM O HÁBITO ALIMENTAR**

**Monografia apresentada à disciplina  
de Estágio em Biologia Celular, como  
requisito parcial para obtenção do  
título de Bacharel em Ciências Biológicas  
pela Universidade Federal do Paraná.**

**Orientadora: Prof. Dra. Edith Fanta.**

**Curitiba**

**2002**

# SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>2</b>
<b>2 OBJETIVOS.....</b>	<b>6</b>
2.1 OBJETIVO GERAL.....	6
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	6
<b>3 MATARIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>7</b>
3.1 MATERIAL BIOLÓGICOS.....	7
3.2 METODOLOGIA.....	8
<b>4 RESULTADOS.....</b>	<b>10</b>
4.1 DESCRIÇÃO DO TRATO INTESTINAL.....	10
4.2 ANATOMIA DO TRATO INTESTINAL.....	11
4.2.1 <i>Notothenia rossii</i> .....	12
4.2.2 <i>Lepidonotothen nudifrons</i> .....	13
4.3 EPITÉLIO INTESTINAL.....	14
4.3.1 Enterócitos.....	15
4.3.2 Células secretoras de muco.....	16
4.3.3 Outras células.....	21
<b>5 DISCUSSÃO.....</b>	<b>23</b>
<b>6 CONCLUSÕES.....</b>	<b>27</b>
<b>7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>30</b>

## 1. INTRODUÇÃO

O Continente Antártico é uma massa de terra de 14 milhões de Km<sup>2</sup>, localizado abaixo dos 60°S de latitude, e isolado de todos os outros continentes por um grande oceano gelado, o Oceano Circum-Antártico ou Oceano Austral. Essa extensa área oceânica que circunda o Continente Antártico é constituída de partes dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, sendo que entre 50° e 60°S existe uma barreira natural denominada Convergência Antártica, que separa o Oceano Circum-Antártico dos outros oceanos. As importantes características oceanográficas do Oceano Austral influenciam diretamente a vida dos organismos polares que ali vivem (DeWITT, 1971; FOSTER, 1984).

A temperatura das águas costeiras antárticas permanece em torno de 0°C durante a maior parte do ano (EASTMAN, 1991), existindo uma variação muito pequena de temperatura nessas águas, principalmente em latitudes maiores, o que permite dizer que este é um ambiente bastante estável com relação à temperatura (DUHAMEL, 1982 apud NORTH, 1991). Todavia, as baixas temperaturas levaram os organismos antárticos a desenvolverem uma série de adaptações morfológicas e fisiológicas, tais como acúmulo de lipídios e proteínas tolerantes ao frio, que os tornam aptos para a vida em áreas geladas (DeVRIES, 1988).

Em contrapartida, o ambiente antártico caracteriza-se por uma marcante sazonalidade de fatores como a luminosidade, salinidade e, conseqüentemente, produção primária. O regime de luz é característico de regiões polares, sendo que no inverno há longos períodos sem luz, enquanto que no verão a luz é praticamente constante, ocorrendo situações intermediárias nas outras estações do ano (RIVKIN e PUTT, 1987). Sugere-se que essa variação no fotoperíodo esteja intimamente relacionada com o aumento na produtividade primária durante o verão, em contraste com a significativa queda dessa produtividade durante os meses de inverno. Além disso, pode-se observar um aumento da sazonalidade das condições de luminosidade em relação a produtividade primária com o aumento da latitude (NORTH, 1991; EASTMAN, 1993).

A salinidade da água também é afetada pela presença ou ausência de radiação solar, resultando em efeitos sobre a densidade da água. Durante os meses de inverno, a ausência de luz solar provoca o congelamento do oceano em torno do continente, e quando o gelo se

forma muitos dos sais dissolvidos na água do mar são excluídos, aumentando a salinidade e, conseqüentemente, a densidade da água. Assim, sob baixas temperaturas, a água torna-se duas vezes mais viscosa do que a água de mares temperados (FOSTER, 1984; EASTMAN, 1991). Essa combinação de características físicas das águas antárticas é única e certamente teve influência nas adaptações evolutivas da fauna marinha (EVERSON, 1984).

Das mais de 20.000 espécies de peixes modernos, aproximadamente 300 espécies de peixes demersais e pelágicos (1,5%) são encontrados ao sul da convergência Antártica, sendo que a maioria é encontrada exclusivamente nessa região (GROHSLER, 1994). O grupo dominante de peixes antárticos pertence à Subordem Notothenioidei, a qual abriga seis famílias, sendo que a família Notothenidae é a maior delas (EASTMAN, 1993). A maioria das espécies é sedentária demersal, embora algumas tenham se adaptado a viver no ambiente pelágico e outras rigorosamente associadas ao gelo de superfície (DeVRIES, 1988 apud EVERSON, 1984).

Apesar de muitas das peculiaridades dos organismos antárticos serem atribuídas diretamente aos efeitos da baixa temperatura outras estão, de certa forma, relacionadas com a marcante sazonalidade encontrada nessa região (JOHNSTON e BATTRAM, 1993). A sazonalidade de fatores físicos e químicos influencia diretamente a produtividade primária no Oceano Antártico e, dessa forma, a disponibilidade de alimento. Para ajustarem-se a essa sazonalidade, os peixes antárticos desenvolveram determinados hábitos alimentares que relacionam-se com o comportamento alimentar (FANTA, 1998) e com aspectos morfológicos e fisiológicos do trato digestivo de cada espécie (DZHUMALIYEV, 1982).

Como um reflexo da variedade de hábitos alimentares apresentados pelos peixes, a morfologia do trato digestivo é bastante diversificada. A grande variação na estrutura do intestino e a falta de referências anatômicas para dividir esse órgão dificulta a correlação entre as estruturas observadas à microscopia de luz e eletrônica à região anatômica onde eles ocorrem e seu significado funcional (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996; OLIVEIRA RIBEIRO, 1991; VIANNA et al., 2000).

O sistema digestório é composto do canal alimentar e as glândulas digestivas (glândulas gástricas, cecos pilóricos, fígado, pâncreas e glândulas intestinais). As seguintes regiões são distinguidas no canal alimentar: cavidade oral, faringe, esôfago, estômago e



intestino (HIBYIA, 1982). O intestino médio inicia-se no esfíncter pilórico, no final da porção pilórica do estômago, sendo delimitado posteriormente pela valva íleo-retal, que separa o intestino médio do intestino posterior ou reto. O intestino posterior inicia-se nessa valva e termina no esfíncter anal (HIBYIA, 1982; GRAU et al., 1992).

O epitélio da mucosa intestinal é composto de uma camada única de células epiteliais colunares altas e contém muitas células de muco. Microvilosidades estão presentes na superfície livre destas células epiteliais, e o citoplasma adjacente à superfície livre das células exhibe teias terminais. A submucosa, localizada abaixo da mucosa intestinal, é composta por tecido conjuntivo frouxo e possui uma rede de capilares bem desenvolvida. A camada muscular do intestino localiza-se imediatamente abaixo da lâmina própria, sendo composta de uma camada interna circular e uma camada externa longitudinal de musculatura. O reto é a parte final do intestino; há uma válvula (a válvula íleo-retal) entre o reto e o intestino médio. A mucosa retal forma vilosidades rasas e suas células epiteliais contém substâncias mucosas. A musculatura retal é espessa e, em alguns peixes, há um esfíncter na porção final do intestino posterior (HIBYIA, 1982).

Atualmente aceita-se que a estrutura do aparelho digestório em uma dada espécie de peixe está relacionada com a sua dieta, o que pode ser comprovado quando comparações da morfologia do intestino são feitas entre espécies de diferentes níveis tróficos, especialmente entre herbívoros e canívoros. Os herbívoros têm intestinos mais longos que os carnívoros, devido à dificuldade na digestão dos carboidratos vegetais e da quantidade de material não digerível (BRYAN, 1975).

A análise comparativa das estratégias alimentares e morfologia funcional do sistema digestivo dos peixes nos permitem inferir sobre sua posição na cadeia alimentar e identificar adaptações radiativas e convergentes relacionadas com a alimentação (VIANNA et al., 2000). Assim sendo, o presente trabalho teve como objetivo um estudo comparativo da morfologia do intestino de *Lepidonotothen nudifrons* e *Notothenia rossii*, duas espécies ecologicamente distintas, mas ambas pertencentes à família Notothenidae.

*Lepidonotothen nudifrons* é uma espécie bentônica que se alimenta principalmente de epifauna (poliquetas, anfípodos gamarídeos e isópodos); com o aumento de tamanho também alimenta-se de ovos de peixes e crustáceos. Espécimes pequenos podem alimentar-se extensivamente de copépodos. *L. nudifrons* distribui-se desde a Península Antártica e

ilhas associadas até a Geórgia do Sul, em profundidades de 5 a 350 metros. Atinge 19 cm (TL) de comprimento (GON & HEEMSTRA, 1990).

*Notothenia rossii* é uma espécie largamente distribuída, conhecida desde a porção final da Península Antártica, Arco Scotia, ilhas Príncipe Edward, Corzet, Kerguelen, Heard e Macquarie, até os bancos Ob e Lena. Os hábitos alimentares de *N. rossii* estão relacionados com os estágios de crescimento de sua história de vida. O estágios mais jovens (pós-larva) alimentam-se principalmente de larvas de grandes crustáceos e outros zooplânctons pequenos. Pequenos juvenis costeiros alimentam-se de copépodos planctônicos, anfípodos, larvas de peixes e larvas de decápodos. Juvenis maiores que habitam as coberturas de macroalgas alimentam-se primariamente de peixes, eufasídeos, isópodos, anfípodos e algas, junto com pequenas quantidades de outros grupos demersais tais como poliquetas, gastrópodos e decápodos. Algas são um alimento regular e não são tomadas acidentalmente. Quando estão presentes, peixes jovens são as presas preferidas. Adultos de *N. rossii* alimentam-se principalmente de ctenóforos, hidrozoários, anfípodos, eufasídeos e peixes, dependendo das abundâncias dos organismos presas. Peixes e hidrozoários parecem ser mais importantes nas Ilhas Kerguelen, enquanto que ctenóforos podem às vezes ser o alimento dominante na Geórgia do Sul. Essa espécie é encontrada em profundidades de 0 a 550 metros, atinge um comprimento de 92 cm TL e peso em torno de 10 kg (GON & HEEMSTRA, 1990).

Ambas as espécies apresentam as principais características do trato digestivo de peixes carnívoros, porém a morfometria das camadas intestinais e a composição celular em cada região intestinal diferem sensivelmente. Sugere-se que diferenças no trato digestivo possam estar relacionadas com hábitos alimentares distintos, o que torna interessante comparar morfologicamente os intestinos de *N. rossii* e *L. nudifrons* e relacionar os resultados obtidos com o hábito alimentar adotado por cada uma das espécies.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 OBJETIVO GERAL**

2.1.1 Descrever e comparar o intestino de *Notothenia rossii* e *Lepidonotothen nudifrons*, relacionando os tipos celulares e camadas de tecido com os hábitos alimentares de ambas as espécies.

### **2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

2.2.1 Estudo da morfologia das células e tecidos do intestino de *N. rossii* e *L. nudifrons*, através de microscopia óptica.

2.2.2 Estudo histoquímico das células secretoras de muco do epitélio intestinal. Verificar a natureza e a intensidade das secreções presentes no intestino de cada uma das espécies .

2.2.3 Elaborar um mapa de distribuição das células de muco e enterócitos presentes no epitélio intestinal, assim como medir as espessuras relativas das camadas muscular e mucosa ao longo das três regiões intestinais, para ambas as espécies.

2.2.4 Relacionar os resultados com aspectos ecológicos e hábitos alimentares de *N. rossii* e *L. nudifrons*.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 MATERIAL BIOLÓGICO

**Fig.1 - *Notothenia rossii* Richardson, 1844**

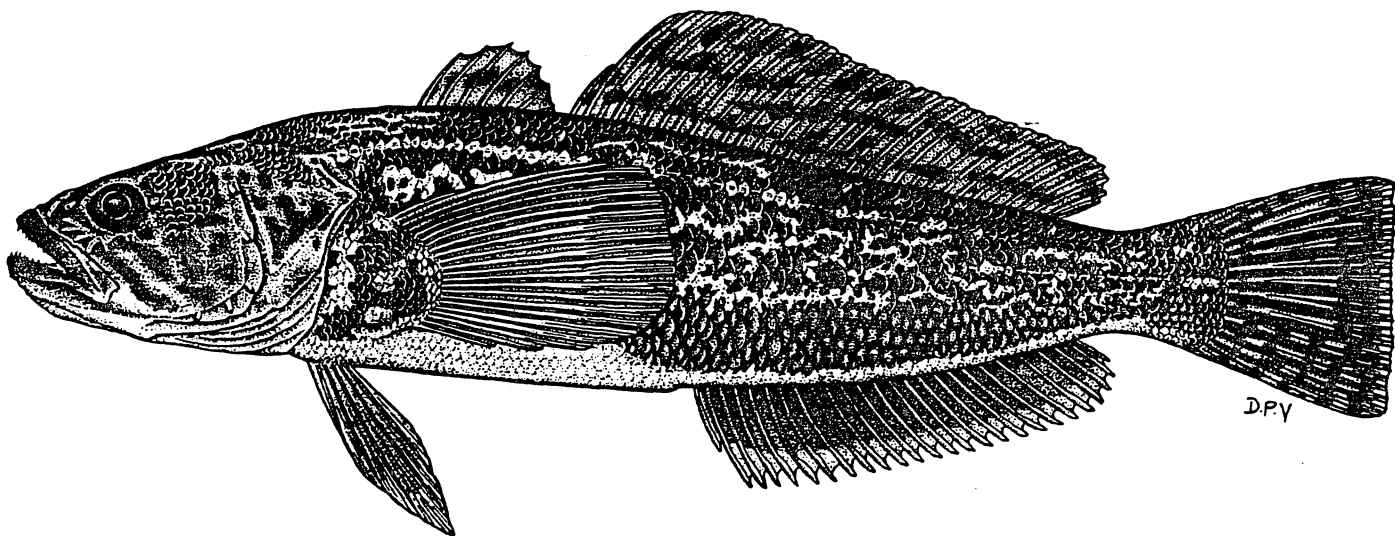


Fig. 30. *Notothenia rossii* RUSI 17826, 28 cm SL, Marion Island

**Fig.2 - *Lepidonotothen nudifrons* Lönnberg, 1905**

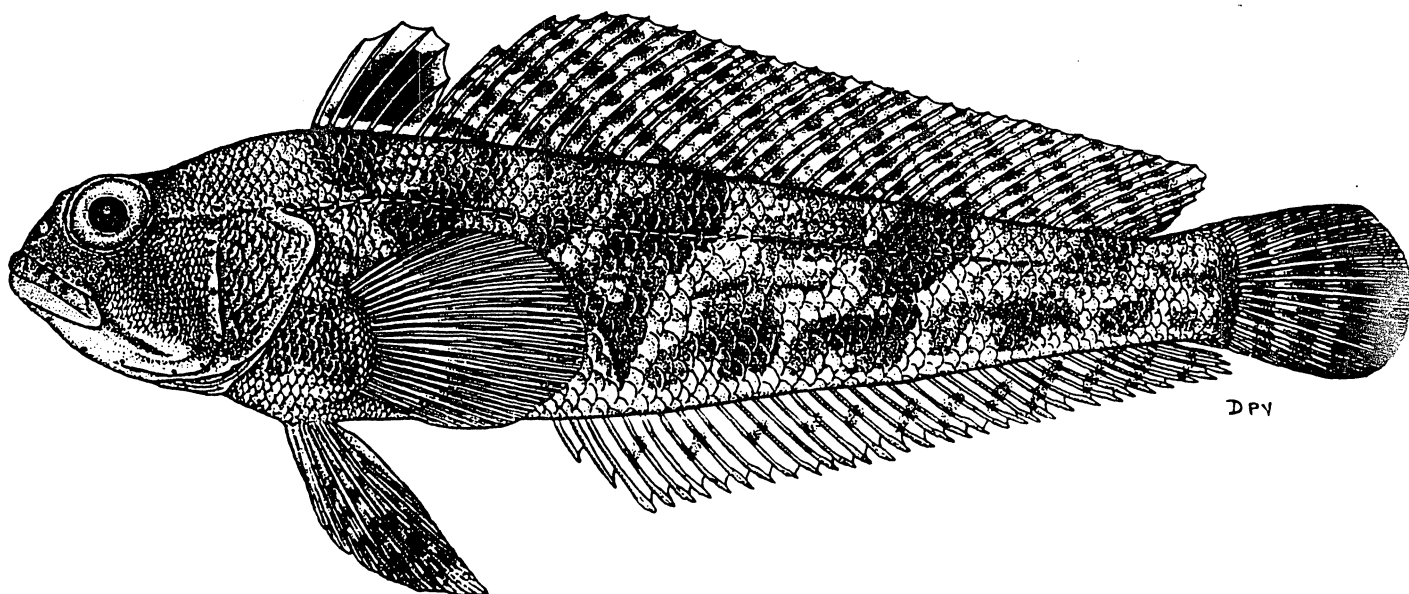
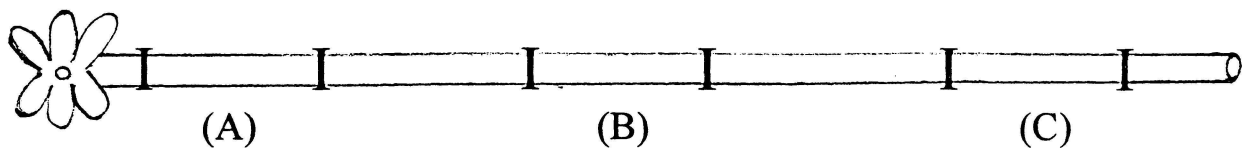


Fig. 22. *Lepidonotothen nudifrons* UMO 753, 145 mm SL. off South Georgia (53°41.8'S, 37°57.2'W)

### 3.2 METODOLOGIA

Os exemplares de *Notothenia rossii* Richardson, 1844 e *Lepidonotothen nudifrons* Lönnberg, 1905 que foram utilizados no presente trabalho foram coletados durante a XIII, XIV e XVII expedições antárticas, realizadas durante os verões de 1994/1995, 1995/1996 e 1998/1999, respectivamente. Após secção medular os intestinos foram retirados e divididos em três regiões: anterior (A), mediana (B), e posterior (C). Foram utilizados cinco indivíduos de cada espécie.

**Fig. 3 - Visão esquemática do intestino e regiões amostradas**



As peças foram fixadas em líquido de Bouin (CULLING et al., 1985), sendo posteriormente transferidas para álcool 70% e transportadas para o Brasil. Seguiu-se o procedimento de rotina para microscopia de luz, com a desidratação das amostras em série alcoólica crescente e a inclusão em blocos de Paraplast Plus®. Cortes de 3 a 5 µm foram obtidos em micrótomo manual, dando origem a uma coleção de lâminas abrangendo as três regiões intestinais dos cinco indivíduos diferentes de cada uma das espécies.

Os cortes foram corados com Hematoxilina-Eosina (H.E.) (BÜCHERL, 1962), Alcian Blue pHs 1,0 e 2,5 (CULLING et al., 1985) e Ácido Periódico-Reativo de Schiff (P.A.S) (CLARK, 1981), além da conjunção Alcian Blue pH 2,5 e P.A.S (CULLING et al., 1985). Tais colorações tiveram como objetivo a descrição morfológica dos intestinos, além do estudo histoquímico das células de muco em ambas as espécies e, para tanto, todas as lâminas foram coradas juntas em baterias com tempos idênticos para cada coloração. A documentação fotográfica do material foi realizada utilizando-se um Fotomicroscópio Olympus PM10 AD.

Seguiu-se a análise morfológica das camadas intestinais, para verificar se há diferenças entre as espécies. O material foi analisado sob microscopia de luz para se

verificar a disposição das camadas intestinais e a natureza química das secreções das células caliciformes, bem como a intensidade dessas secreções e a distribuição dessas células ao longo do intestino das duas espécies. O material fotográfico serviu como base para essas análises. Essa constituiu a parte *qualitativa* do trabalho, que serviu como base para uma segunda parte *quantitativa*, através de análises morfométricas detalhadas.

A análise morfométrica procedeu-se da seguinte maneira: cinco indivíduos de cada espécie foram amostrados com três regiões intestinais (anterior, mediana e posterior) de cada um, e foram analisadas dez lâminas de cada região intestinal, de cada indivíduo. Para cada lâmina foram analisadas regiões da mucosa onde as células estavam cortadas longitudinalmente, e contadas as células absortivas e as células caliciformes em uma determinada distância padrão (200µm), assim como medidas as espessuras da camada muscular interna e da mucosa intestinal, utilizando-se para tanto de escalas micrométricas adequadas. Todo o trabalho de morfometria foi executado utilizando-se um microscópio óptico de câmara clara. Os dados obtidos foram submetidos a análises estatísticas pelo programa SAS, sendo as variáveis analisadas em testes de médias e análise de variância (teste F e Teste de Tukey), para se determinar com precisão a distribuição e abundância das células ao longo das regiões intestinais, bem como as diferenças morfométricas relativas à espessura das camadas muscular e mucosa.

A intensidade das secreções mucosas foi medida em cada uma das regiões intestinais, para ambas as espécies, através da análise da intensidade de coloração das lâminas para cada tipo de coloração, sob microscopia de luz. Os dados foram incorporados em uma tabela que relaciona o tipo de secreção e sua intensidade, em cada uma das regiões intestinais, comparativamente entre as espécies. O objetivo é caracterizar a morfometria das camadas muscular e mucosa e a distribuição das células de muco e enterócitos, bem como o tipo e a intensidade de cada tipo de secreção, ao longo do intestino de cada uma das espécies para que se obtenha uma análise morfofuncional e comparativa que torne possível relacionar os resultados com os hábitos alimentares e aspectos ecológicos de cada uma das espécies.

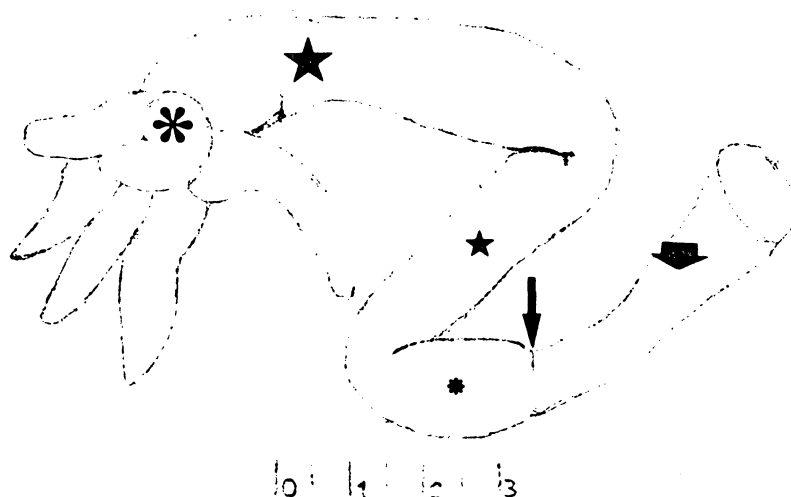
## 4. RESULTADOS

### 4.1 DESCRIÇÃO DO TRATO INTESTINAL

*Notothenia rossii* e *Lepidonotothen nudifrons* exibem um intestino relativamente curto, e ambas as espécies possuem a mesma divisão básica do trato intestinal. O estômago é bem desenvolvido e termina no esfíncter pilórico, onde abrem-se 6 a 7 cecos pilóricos. O intestino médio é constituído por 3 alças intestinais: proximal, mediana e distal. O intestino médio termina na valva íleo-retal, onde inicia-se o intestino posterior ou reto, que se estende até o ânus.

Os intestinos de *N. rossii* e *L. nudifrons* apresentam um arranjo natural de enrolamento circular, quando estão na cavidade celomática dos peixes. Os intestinos dobram-se em formato de "S" ou "zig-zag".

**Fig. 4** - Desenho esquemático intestino, mostrando seu arranjo na cavidade celomática dos peixes. Note os cecos pilóricos (\*), e as porções proximal (★), mediana (★) e distal (●) do intestino médio, além da valva íleo-retal (↓) e o intestino posterior ou reto (▢).

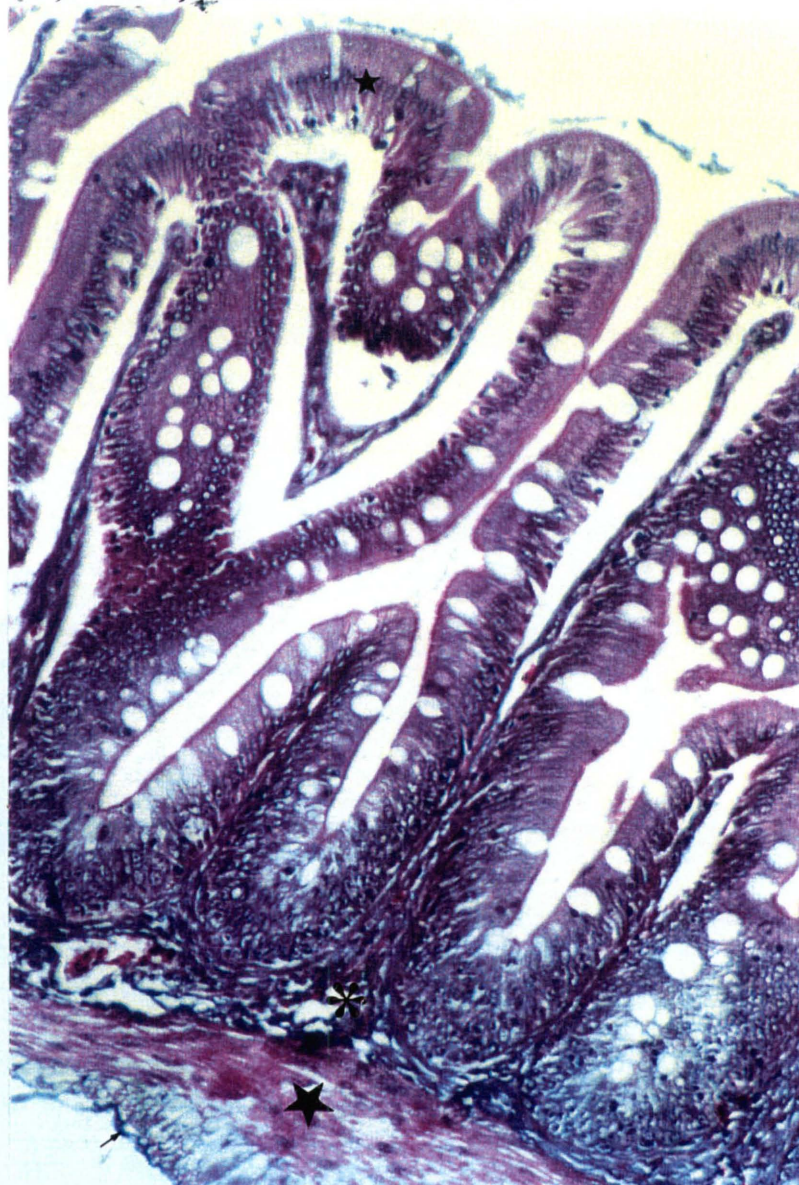




## 4.2 ANATOMIA DO TRATO INTESTINAL

Ao longo de toda a extensão do intestino de ambas as espécies foram observadas quatro camadas distintas de tecido: mucosa, submucosa, muscular e serosa. As camadas apresentam diferenças nas suas espessuras ao longo do intestino em ambas as espécies, com exceção da serosa, composta por uma camada simples de células pavimentosas. As diferenças morfológicas observadas no presente trabalho referem-se à espessura relativa das camadas muscular interna e mucosa, assim como a distribuição e abundância dos tipos celulares em cada região intestinal analisada.

Fig. 5 - Fotografia da região mediana do intestino de *N. nudifrons*, sendo possível visualizar as quatro principais camadas de tecido: mucosa (★), submucosa (✱), muscular (★) e serosa (→). Coloração H.E. Aumento de 200x.





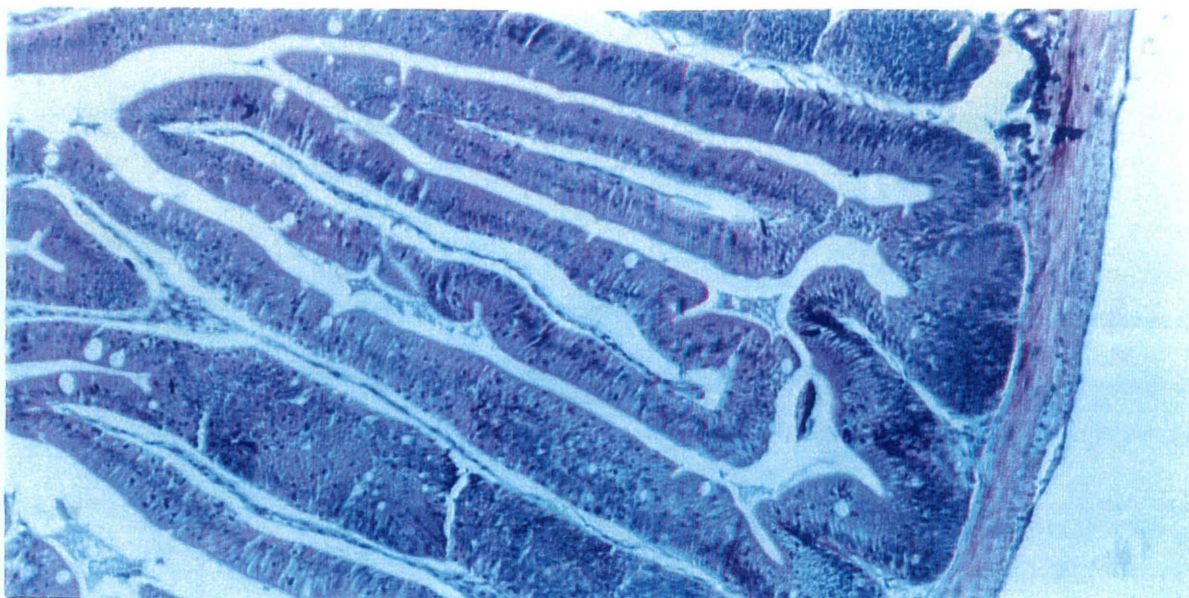
#### 4.2.1 *Notothenia rossii*

*N. rossii* apresenta uma mucosa intestinal com vilosidades intestinais bastante desenvolvidas, com sulcos profundos ao longo de todo o intestino. A camada muscular é também muito desenvolvida, especialmente na região posterior do intestino. As espessuras das camadas muscular e mucosa variam ao longo das regiões intestinais analisadas.

A mucosa intestinal é bastante espessa em todas as regiões (média de espessura de  $47.06\mu\text{m}$ ), porém é menos espessa que a camada muscular interna ao longo de todo o intestino (média de  $96.55\mu\text{m}$ ). A mucosa intestinal é mais espessa na região anterior do intestino ( $49.33\mu\text{m}$ ), e diminui sua espessura ao longo das regiões mediana ( $46.17\mu\text{m}$ ) e posterior ( $45.7\mu\text{m}$ ). Todavia, as duas últimas são estatisticamente semelhantes.

A situação contrária é observada em relação à espessura da camada muscular interna, na qual a região posterior do intestino é a que apresenta a maior espessura ( $105.2\mu\text{m}$ ), seguida pela região mediana ( $93.47\mu\text{m}$ ) e região anterior ( $90.97\mu\text{m}$ ). Segundo o Teste de Tukey, as regiões anterior e mediana não apresenta diferenças significativas de espessura em relação a camada muscular.

**Fig. 6** - Fotografia da região anterior do intestino de *N. rossii*, sendo possível visualizar as camadas de tecido que compõe o órgão. Coloração em H.E. Aumento de 100x.



#### 4.2.2 *Lepidonotothen nudifrons*

*L. nudifrons* apresenta uma mucosa intestinal com vilosidades bastante desenvolvidas na região anterior do intestino, porém elas tornam-se menos profundas ao longo das regiões intestinais, sendo que a região posterior possui vilosidades bastante homogêneas e suaves. A camada muscular é bastante delgada ao longo de todo o intestino, porém a região posterior possui uma musculatura sensivelmente mais espessa.

Ao contrário do que se observa em *N. rossii*, a mucosa intestinal de *L. nudifrons* é mais espessa do que a camada muscular interna (média de 37.56µm de espessura para a mucosa; a camada muscular possui em média 34.32 µm). Todavia, na região posterior do intestino a camada muscular é visivelmente mais espessa (52.16µm) do que a mucosa (36.46µm). Nas regiões anterior e mediana a mucosa intestinal é mais espessa do que a camada muscular, que apresenta um aspecto bastante delgado.

A mucosa intestinal de *L. nudifrons* diminui sua espessura ao longo do intestino, ao passo que a camada muscular interna aumenta sua espessura ao longo das regiões intestinais amostradas, tal qual é observado em *N. rossii*.

Fig. 7 - Fotografia da região mediana do intestino de *L. nudifrons*, mostrando o aspecto geral de suas vilosidades intestinais e camadas de tecido. Coloração em H.E. Aumento de 100x.





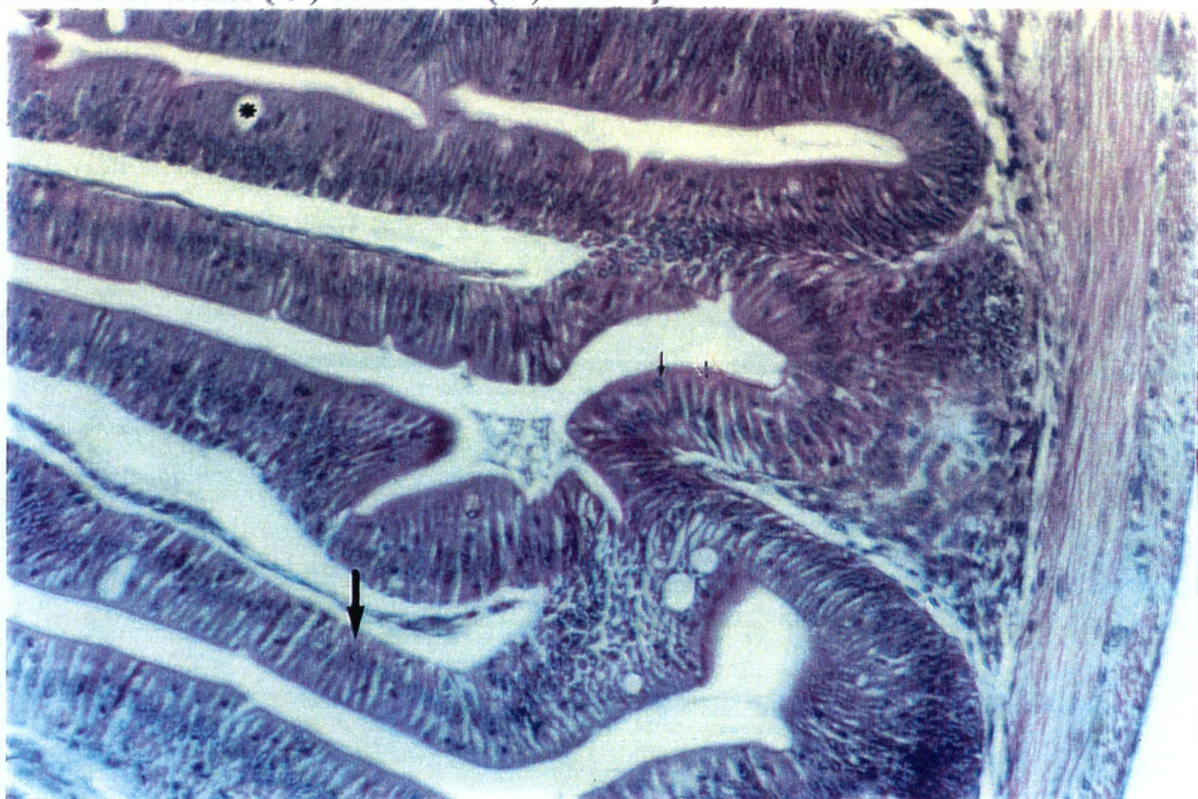
### 4.3 EPITÉLIO INTESTINAL

No epitélio intestinal das duas espécies de nototenídeos foram identificados, histológica e histoquimicamente, quatro tipos celulares: enterócitos, células caliciformes, células com grânulos em bastonete ("rodlet cells") e linfócitos.

O epitélio é composto basicamente por uma camada simples de células absorptivas ou enterócitos, que é o tipo celular dominante no intestino, as quais apresentam-se como células colunares altas. Entre as células absorptivas são encontradas numerosas células caliciformes ou células de muco, as quais secretam mucopolissacarídeos. São encontradas também células com grânulos em bastonete ou "rodlet cells" no epitélio do intestino. Entre as células epiteliais da mucosa intestinal também observa-se a presença de linfócitos.

No presente trabalho foram observadas diferenças na distribuição e na abundância de enterócitos e células caliciformes ao longo do intestino de ambas as espécies, assim como diferenças do tipo e intensidade de secreção de mucossubstâncias ao longo das três regiões intestinais, entre indivíduos e entre as duas espécies.

Fig. 8 - Corte transversal da região anterior do intestino de *N. rossii*, evidenciando os tipos celulares encontrados na mucosa intestinal de ambas as espécies: enterócitos (↓), células caliciformes (\*) e linfócitos (↓). Coloração em H.E. Aumento de 200x.



#### 4.3.1 Enterócitos

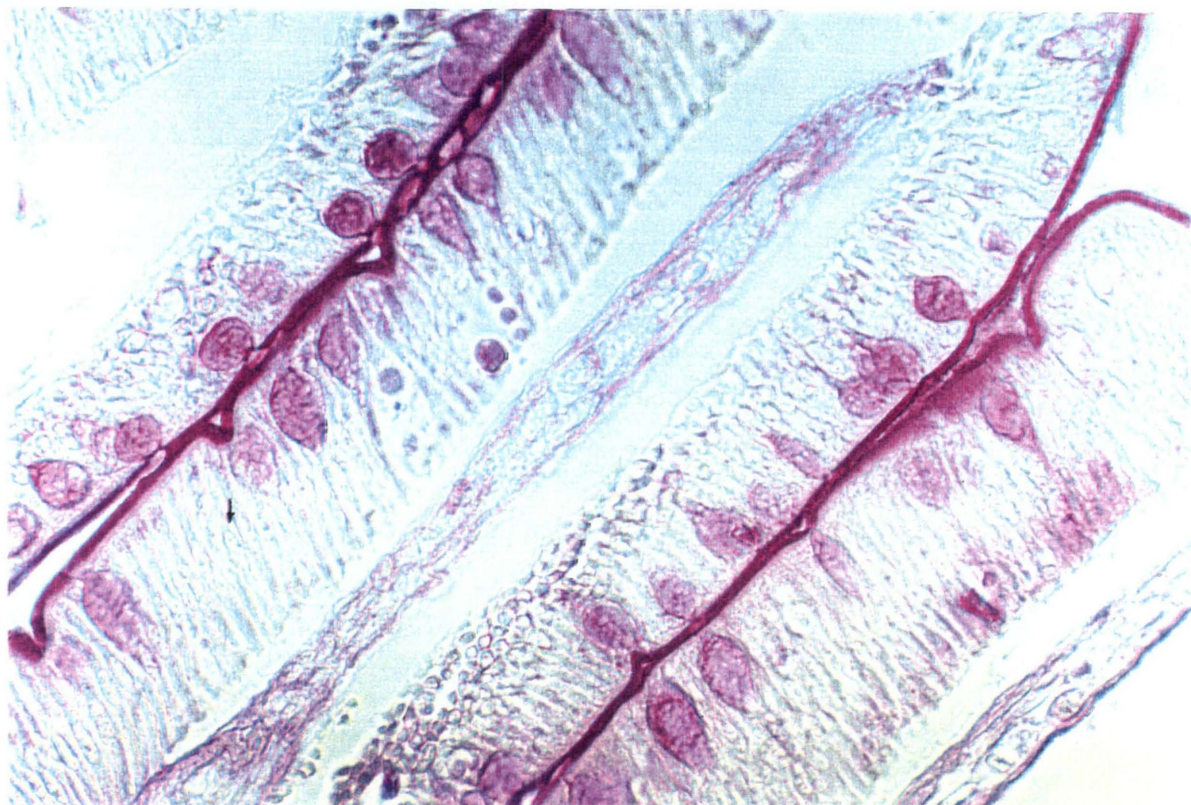
Ao longo de toda a extensão do intestino de ambas as espécies os enterócitos ou células absortivas mostraram uma morfologia relativamente constante. As células formam uma monocamada de células em íntimo contato, com formato colunar. O núcleo é central ou ligeiramente basal. A superfície livre, voltada para o lúmen intestinal, apresenta numerosas microvilosidades, as quais formam a chamada borda estriada dos enterócitos. A borda estriada, em ambas as espécies, apresenta reação positiva ao Ácido Periódico-Reativo de Shiff (P.A.S.). O comprimento dos enterócitos, desde a lâmina própria até a borda estriada, varia ao longo do intestino em ambas as espécies o que se reflete na espessura da mucosa intestinal, já analisada anteriormente. A abundância de células absortivas também varia ao longo das regiões intestinais e difere entre as espécies.

*N. rossii* apresenta variações muito pequenas no número de enterócitos ao longo do intestino (média de 34.67 células em 200µm) o que pode ser interpretado como um número praticamente constante de células absortivas, já que as variações no número de enterócitos nas três regiões intestinais analisadas são estatisticamente insignificantes.

*L. nudifrons* por sua vez apresentou variações mais significativas no número de enterócitos analisados ao longo das três regiões intestinais. A região anterior apresenta o maior número de enterócitos (41.6 células na distância padrão de 200µm), seguida pela região mediana (40.8 células). Essas duas regiões são estatisticamente semelhantes. A região posterior do intestino possui o menor número de células (37.5 células) e é estatisticamente distinta das duas outras regiões. A média de enterócitos ao longo de todo o intestino é de 39.72 células em 200µm amostrados.



**Fig. 9** - Fotografia da região mediana do intestino de *N. rossii*, na qual é possível visualizar os enterócitos ( ↓ ) que compõe a mucosa intestinal, e suas bordas estriadas com reação positiva ao Ácido Periódico-Reativo de Shiff (P.A.S.). Aumento de 400x.



#### 4.3.2 Células secretoras de muco

As células secretoras de muco, ou células caliciformes, são encontradas ao longo das três regiões intestinais em ambas as espécies. Essas células são facilmente reconhecidas em microscopia de luz por apresentarem um formato de "cálice"; a superfície apical, voltada para o lúmen intestinal, apresenta uma grande quantidade de muco. O núcleo encontra-se em uma pequena região basal do citoplasma. No presente trabalho é possível observar diferenças na abundância e distribuição de células de muco entre as espécies, bem como diferenças no tipo e na intensidade de secreção em cada região intestinal.

Em ambas as espécies a quantidade de células de muco aumenta ao longo do intestino. *L. nudifrons* apresenta um aumento significativo de células de muco ao longo das

três regiões intestinais, que são estatisticamente diferentes. A região posterior do intestino possui em média 9.48 células a cada 200µm, seguida pela região mediana com 7.9 células e finalmente pela anterior, com uma média de 6.16 células.

*N. rossii* apresenta uma situação semelhante, porém as regiões anterior e mediana não são significativamente diferentes em relação ao número de células caliciformes. A região posterior possui o maior número de células de muco (em média 7.8 células a cada 200µm), seguindo-se a região mediana (5.72 células) e a região anterior (5.62 células). A análise estatística utilizando-se o Teste F mostra que a média de células caliciformes para *N. rossii* é de 6,38 células, na distância padrão de 200µm; já o número médio de células caliciformes para *L. nudifrons* é de 7,85 células para cada 200µm.

*N. rossii* e *L. nudifrons* apresentam reação positiva para Alcian Blue pHs 2,5 e 1,0 e P.A.S., além da conjunção Alcian Blue/P.A.S., o que evidencia a secreção de mucossustâncias ácidas, ácidas ricas em grupamentos sulfatados e neutras, respectivamente, assim como a secreção conjunta de mucossustâncias ácidas e neutras.

Todavia existem variações significativas na intensidade de secreção de muco ao longo das três regiões intestinais e entre os indivíduos de *N. rossii*, havendo inclusive indivíduos que apresentaram reação negativa ao Alcian Blue pH 1,0 principalmente nas regiões mediana e posterior do intestino. Nenhum dos indivíduos de *L. nudifrons* apresentou reação negativa a nenhuma das colorações, em nenhuma das regiões intestinais, ao contrário de *N. rossii*.

*L. nudifrons* também apresenta variações na intensidade de secreção de muco entre os indivíduos, porém existe um padrão bem mais homogêneo se comparado com *N. rossii*. Praticamente não existe variação na intensidade de secreção ao longo das três regiões intestinais de um mesmo indivíduo.



**Tab. 1/2** - Intensidade de secreção de muco ao longo das três regiões intestinais (anterior, mediana e posterior) em *N. rossii* e *L. nudifrons* para cada uma das colorações histoquímicas utilizadas. A reação positiva a coloração é representada pelo sinal "+", e a reação negativa pelo sinal "-"; reação fraca a coloração é representada por (+), reação intermediária por (++) e reação intensa ao corante por (+++).

*Notothenia rossii:*

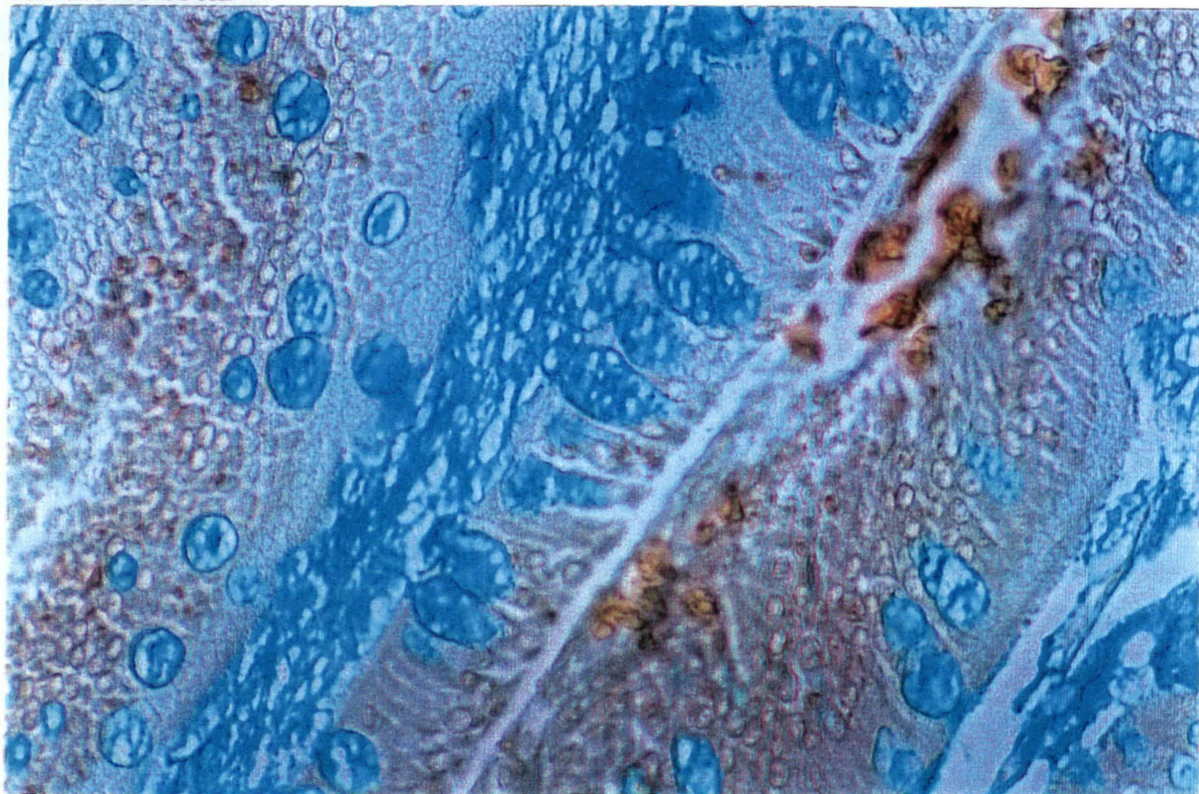
	Anterior	Mediana	Posterior
Alcian blue pH 2,5	(+) a (++)	(+) a (++)	(+) a (+++)
Alcian blue pH 1,0	(+)	(-) a (+)	(-) a (+)
P.A.S.	(++) a (+++)	(++) a (+++)	(+++)
P.A.S./alcian blue pH 2,5	(+++)	(+++)	(+++)

*Lepidonotothen nudifrons:*

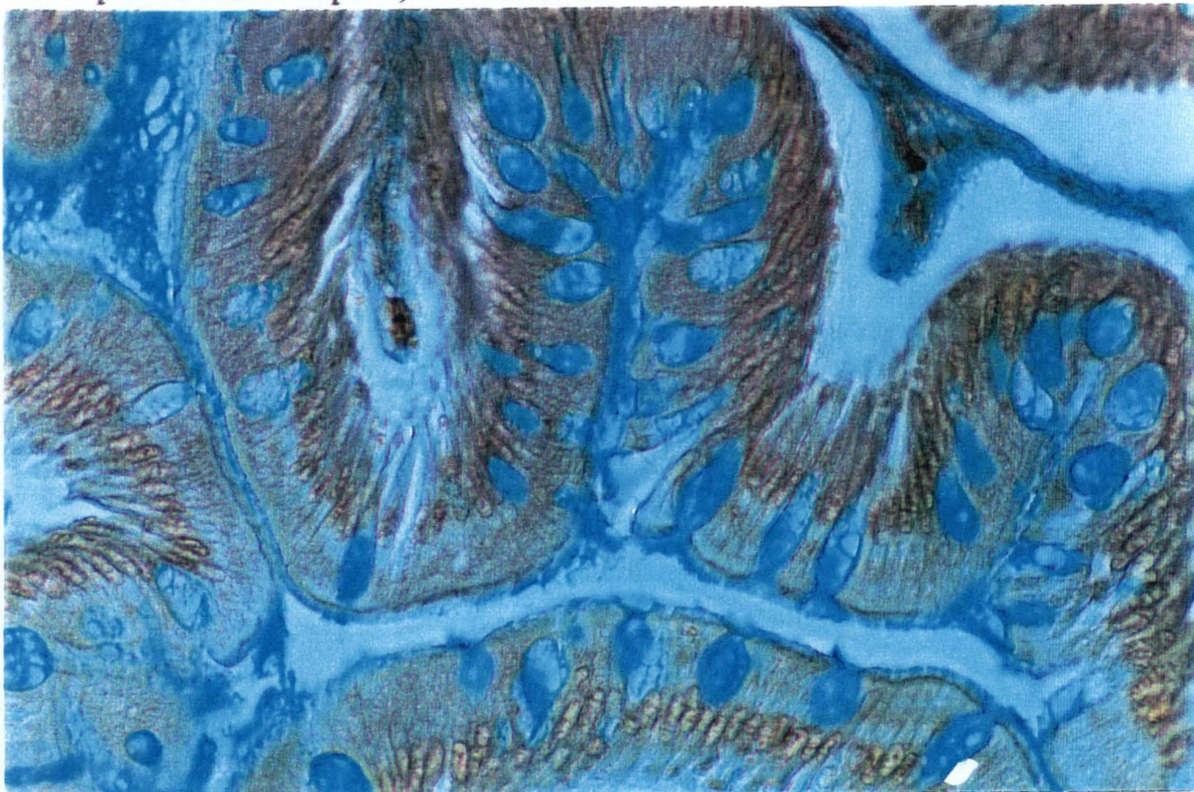
	Anterior	Mediana	Posterior
Alcian blue pH 2,5	(++) a (+++)	(++) a (+++)	(++) a (+++)
Alcian blue pH 1,0	(+)	(+)	(+)
P.A.S.	(+++)	(+++)	(+++)
P.A.S./alcian blue pH 2,5	(+++)	(+++)	(+++)



**Fig. 10** - Reação positiva ao Alcian Blue pH 2,5 no intestino posterior de *N. rossii*.  
Aumento de 400x.

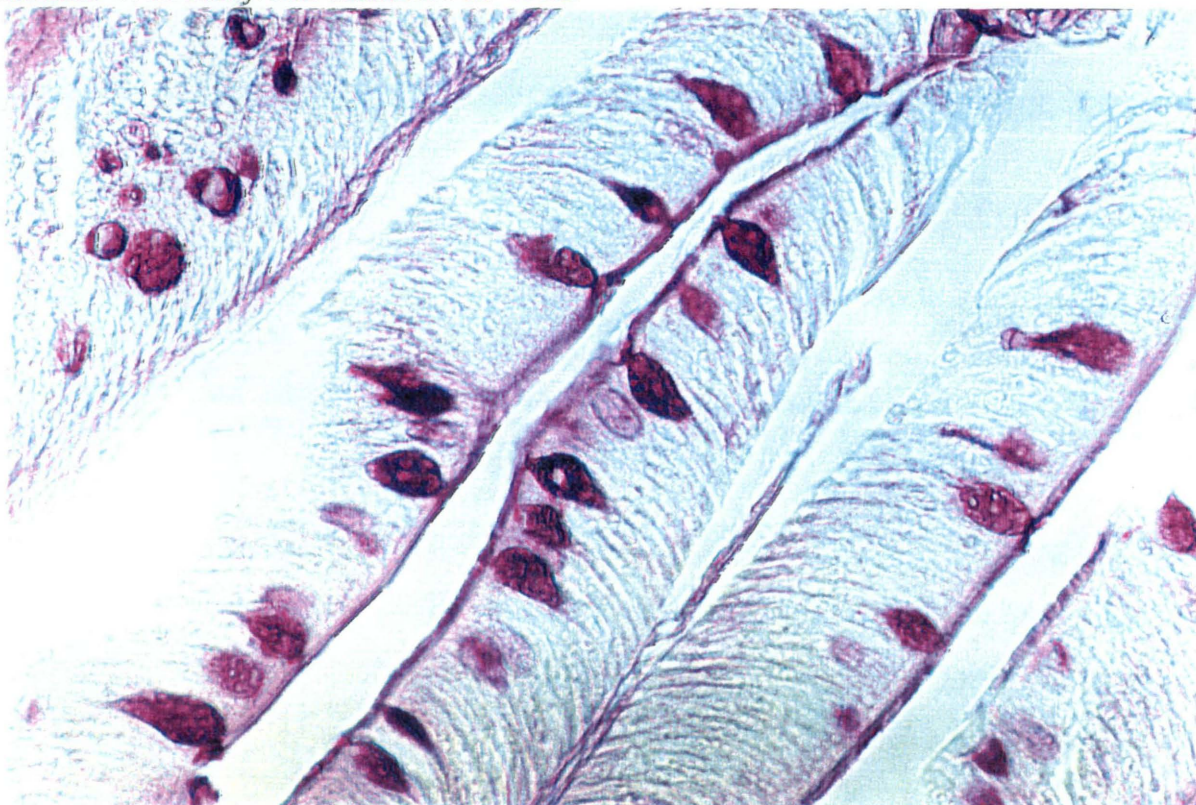


**Fig. 11** - Corte transversal do intestino médio de *L. nudifrons* mostrando reação positiva para Alcian Blue pH 1,0. Aumento de 400x.

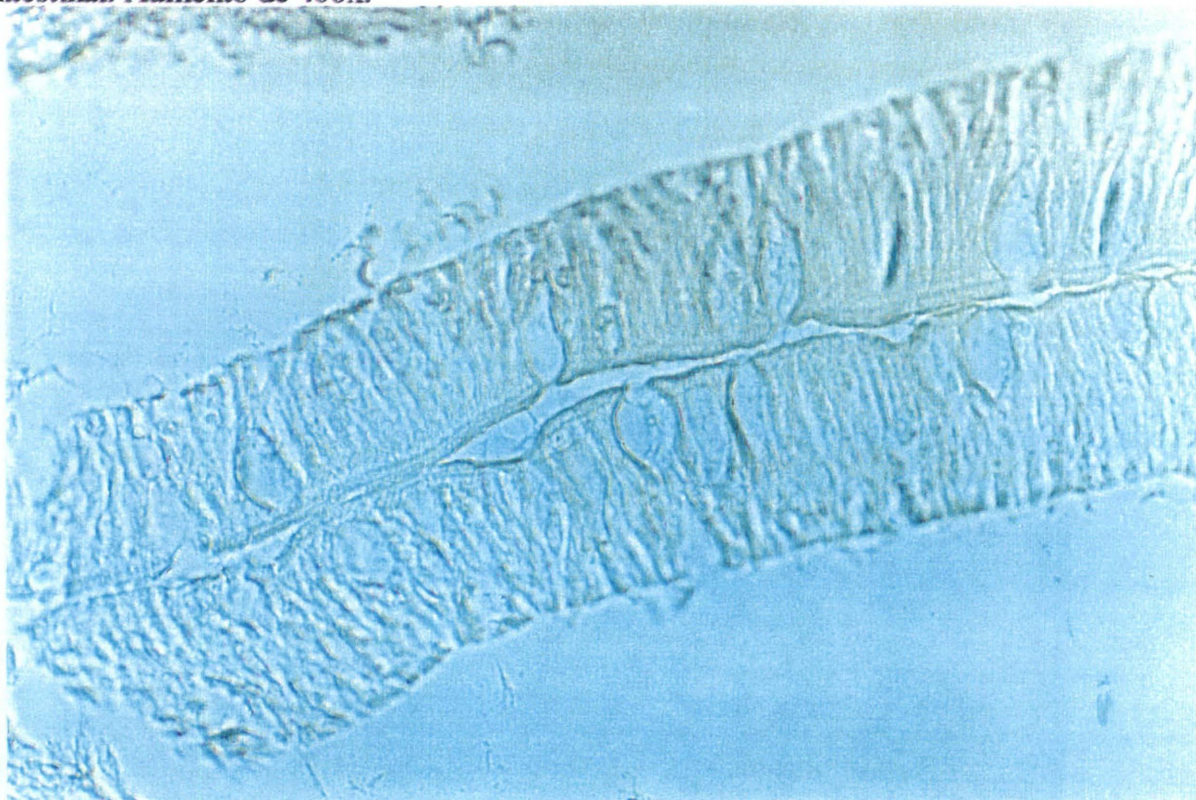




**Fig. 12** - Reação positiva ao Ácido Periódico-Reativo de Schiff na região anterior do intestino de *L. nudifrons*. Aumento de 400x.

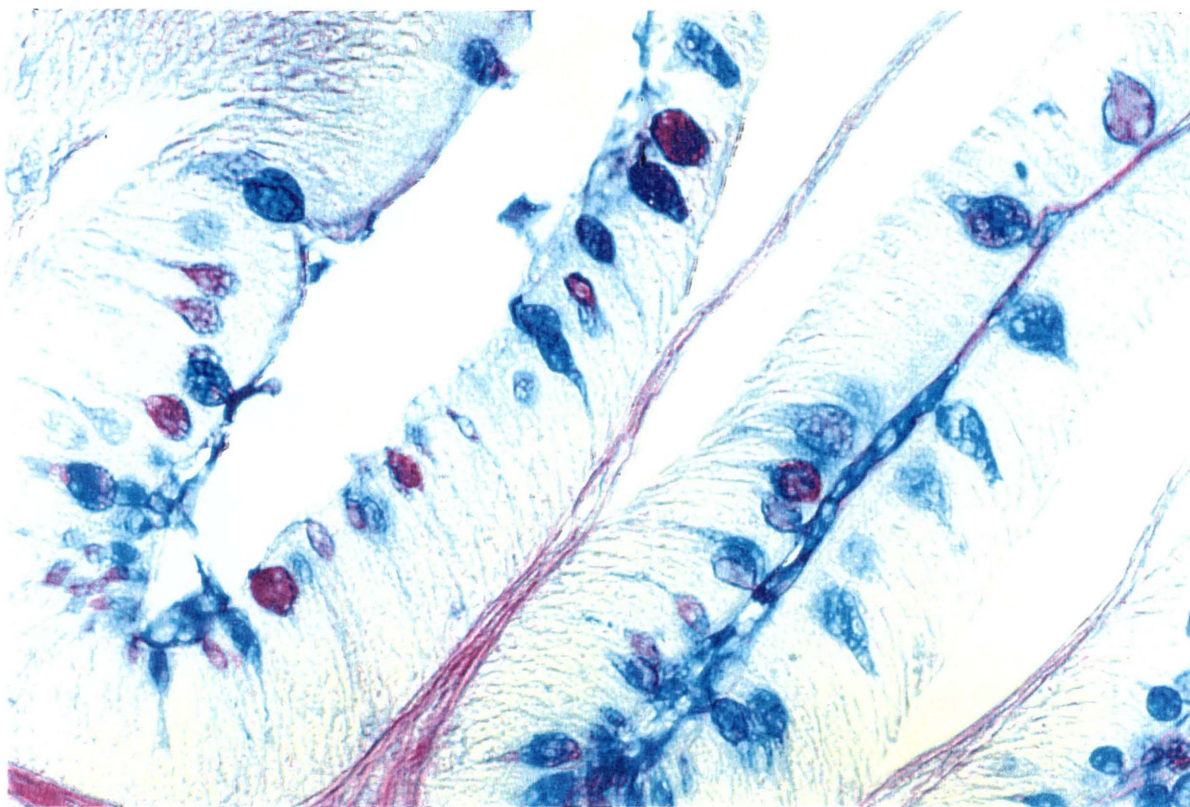


**Fig. 13** - Reação muito leve ao Alcian Blue pH 1,0 no intestino médio de *N. rossii*, evidenciando a quase ausência de mucossubstâncias ácidas sulfatadas nessa região intestinal. Aumento de 400x.





**Fig. 14** - Corte transversal da região mediana do intestino de *L. nudifrons*, sendo possível observar a reação positiva a conjunção P.A.S./Alcian Blue pH 2,5 evidenciando a secreção conjunta de mucossubstâncias ácidas e neutras na mesma célula caliciforme ( ↓ ). Aumento de 400x.

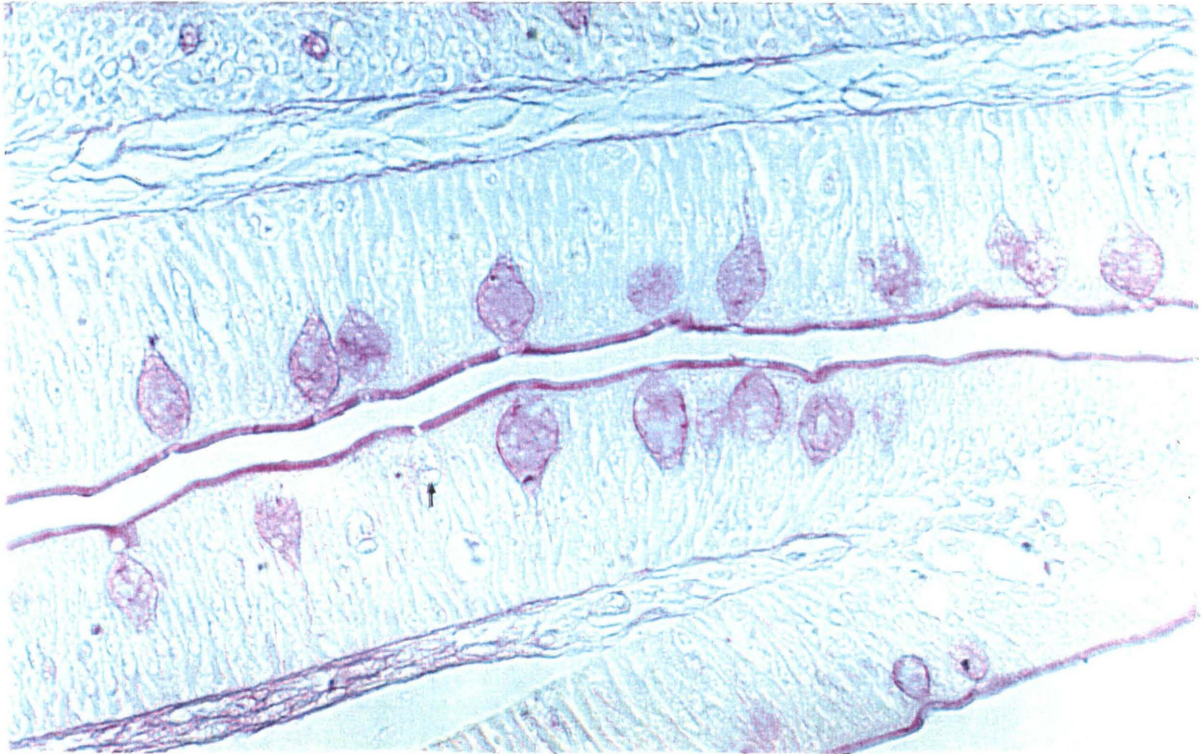


#### 4.3.3 Outras células

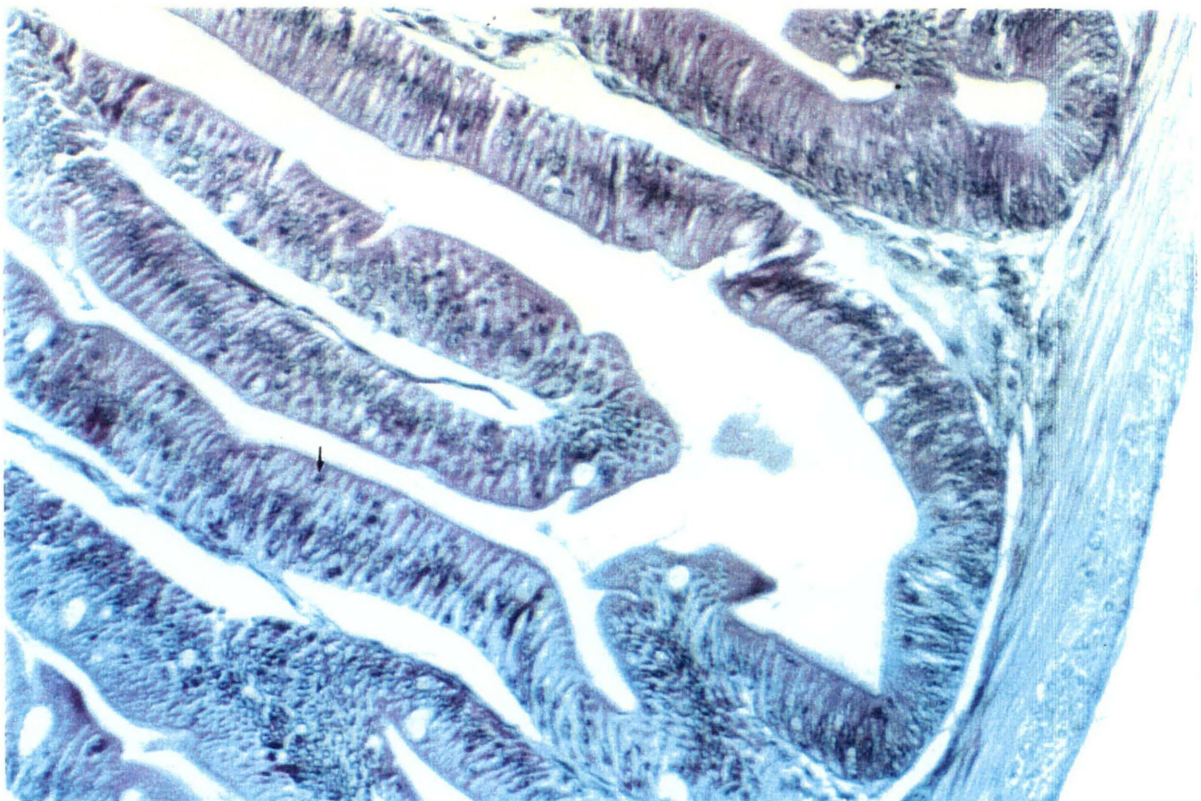
Na mucosa intestinal de ambas as espécies foram identificadas células com grânulos em bastonete ("rodlet cells") e linfócitos. As células com grânulos em bastonete possuem função secretora e caracterizam-se por possuírem envoltório nuclear aparentemente espessado, presença de grânulos no citoplasma e núcleo basal. Essas células localizam-se entre as células epiteliais da mucosa. Os grânulos apresentam uma fraca reação positiva ao Ácido Periódico-Reativo de Shiff (P.A.S.). Os linfócitos apresentam-se como pequenas células encontradas entre as células absorptivas, em vários níveis da camada epitelial. Eles coram fortemente com Hematoxilina-Eosina (H.E.), sendo visualizados sob microscopia de luz como pequenos pontos escuros entre as células epiteliais. Desempenham função imunológica nos tecidos intestinais.



**Fig. 15** - Corte transversal do intestino de *L. nudifrons*, sendo possível visualizar uma célula com grânulos em bastonete ( ↑ ) entre as células absorptivas da mucosa intestinal. Coloração em ácido Periódico-Reativo de Schiff (P.A.S.). Aumento de 400x.



**Fig. 16** - Corte transversal do intestino de *N. rossii* onde é possível visualizar linfócitos ( ↓ ) entre as células epiteliais da mucosa intestinal. Aumento de 200x.



## 5. DISCUSSÃO

A morfologia do canal alimentar está intimamente relacionada com as características do alimento ingerido, bem como com os hábitos alimentares (OJEDA, 1986; SIRE E VERNIER, 1992; SCOCCO et al., 1997), podendo-se concluir que a dieta influencia o número e os tipos celulares específicos (KUPERMAN e KUS'MINA, 1994; MURRAY et al., 1996). Desse modo, *Notothenia rossii* e *Lepidonotothen nudifrons* exibem as principais características do trato digestivo de peixes carnívoros, como um estômago bem desenvolvido e um intestino relativamente curto (KAPOOR et al., 1975). Em contraste, peixes herbívoros possuem intestinos muito mais longos, ultrapassando de duas a várias dezenas de vezes o comprimento do corpo (BOND, 1979).

A posição dos distintos segmentos gastrointestinais na cavidade peritoneal configura o modelo de tubo digestivo (MOK, 1980). Segundo esse autor, o modelo padrão vem determinado pela longitude intestinal, que normalmente está relacionada com os hábitos alimentares, o volume e a forma da cavidade peritoneal, assim como por fatores filogenéticos. Os intestinos de *N. rossii* e *L. nudifrons* dobram-se em formato de "S" ou "zig-zag", um arranjo típico do intestino de peixes carnívoros (SUYEHIRO, 1942). Este arranjo está de acordo com o tipo B de MOK (1980), onde o tubo digestivo possui duas alças intestinais, e a alça proximal se dobra para a direita do esôfago. Essa conformação é considerada um padrão entre os nototenídeos (ESTMAN e DeVRIES, 1997).

Embora os nototenídeos antárticos sejam ecologicamente diversos, pesquisas sobre os aspectos de suas anatomia e histologia do sistema digestivo mostram pouca variação interespecífica na estrutura desse sistema (ESTMAN e DeVRIES, 1997). Segundo OJEDA (1986) há uniformidade de algumas características morfológicas do canal alimentar (p. ex. a forma do estômago, comprimento do estômago, comprimento do intestino e número de cecos pilóricos) em peixes antárticos, e o autor sugere que sejam adaptações comuns e exclusivas dessas espécies a suas dietas carnívoras similares (OJEDA, 1986).

Apesar de trabalhos anteriores revelarem uma certa homogeneidade no tubo digestivo dos nototenídeos, no que diz respeito ao número de cecos pilóricos e ao comprimento relativo do estômago e intestino, bem como a histologia do canal alimentar (OJEDA, 1986; MATAILLANAS, 1988; ESTMAN e DeVRIES, 1997), no presente

trabalho foi possível observar, histológica e microscopicamente, sensíveis diferenças ao longo do canal alimentar das duas espécies de nototenídeos estudadas.

O intestino dos teleósteos pode ser histofisiologicamente dividido em: segmento proximal, com células especializadas na absorção de lipídios; segmento médio, responsável pela absorção de macromoléculas; segmento distal, cuja função é a absorção de água e eletrólitos (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976, 1979; STROBAND e DEBRETS, 1979; STROBAND et al., 1979). Sendo assim, características estruturais específicas estão associadas com esses segmentos, principalmente em relação à mucosa intestinal (VERNIER, 1990).

A divisão do intestino adotada na metodologia do presente trabalho está de acordo com essa divisão histofisiológica, e nessas regiões foram observadas diferenças em relação à distribuição de células caliciformes e enterócitos, variações no tipo e intensidade de secreção das células de muco e diferenças nas espessuras das camadas muscular interna e mucosa, ao longo do intestino dos indivíduos e entre *N. rossii* e *L. nudifrons*. Diferenças também foram encontradas entre outros nototenídeos, com *Notothenia neglecta* e *Trematomus newnesi* (VIANNA et al., 2000).

O número de cecos pilóricos nas duas espécies é relativamente baixo (6-7) e a relação entre eles e o hábito alimentar da espécie ainda não está completamente esclarecida. Segundo BUDDINGTON e DIAMOND (1987), o desenvolvimento de cecos pilóricos é uma estratégia evolutiva para aumentar a superfície de absorção intestinal sem aumentar o comprimento ou a espessura do intestino.

O complexo de vilosidades intestinais da mucosa na porção anterior do intestino médio de ambas as espécies, gerando um aumento da área superficial pode auxiliar na mistura do alimento com os sucos hepático e pancreático, assim como com o muco secretado pelas células caliciformes.

A mucosa intestinal é de grande importância nos processos digestivo, absorptivo e metabólico em teleósteos (KUPERMAN e KUS'MINA, 1994) e é composta pela camada epitelial e lâmina própria (HIBIYA, 1982; GRAU et al., 1992). O epitélio é composto por células apiteliais colunares altas, chamadas de células absorptivas ou enterócitos, entre os quais são encontradas células caliciformes (HIBIYA, 1982), as quais são morfológica e histologicamente comparáveis às encontradas nos mamíferos (NOAILLAC-DEPEYRE e



GAS, 1976). Além disso, tem sido demonstrada a presença de células com grânulos em bastonete ou "rodlet cells" (LEINO, 1974; MORRISON e ODENSE, 1978) e linfócitos (GRAU et al., 1992) entre as células epiteliais da mucosa intestinal.

O enterócito é o tipo celular dominante no epitélio intestinal. O núcleo está localizado no centro ou na região basal da célula, e sua estrutura é relativamente constante ao longo do intestino (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976). Na superfície livre, voltada para o lúmen intestinal, são encontradas microvilosidades, as quais formam a chamada borda estriada dos enterócitos (HIBIYA, 1982). Sabe-se que as microvilosidades aumentam a superfície digestiva e de transporte dos enterócitos e são a base estrutural dos processos de digestão (UGOLEV, 1972, 1985 apud KUPERMAN e KUS'MINA, 1994). A borda estriada, em ambas as espécies estudadas, apresenta reação positiva ao Ácido Periódico-Reativo de Shiff (P.A.S.), o que evidencia a grande quantidade de mucopolissacarídeos presentes no glicocálix dessas células (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976). Estudos mostraram que essas células podem variar em tamanho, dependendo da região do intestino em que se encontram (GRAU et al., 1992). Esse fato se reflete na variação da espessura da mucosa intestinal ao longo do intestino, tal como foi observado no presente trabalho.

A ocorrência de células caliciformes é uma característica comum do trato digestivo de teleósteos (KAPOOR et al., 1975). A abundância dessas células, bem como seus produtos de secreção podem variar dependendo das condições ambientais (BURKHARDT-HOLM et al., 1989). Segundo SINHA (1975), as espécies exclusivamente herbívoras possuem mais células caliciformes que as espécies carnívoras. Além disso, é possível que não somente a quantidade, mas também a composição química do muco possa refletir a natureza do alimento ingerido (BURKHARDT-HOLM et al., 1989). Essa possivelmente seria uma explicação para as diferenças no tipo e na intensidade de secreção de muco observadas nas células caliciformes de *N. rossii* e *L. nudifrons*, já que essas espécies possuem hábitos alimentares distintos.

Em ambas as espécies foi observado um aumento gradual no número de células caliciformes em direção ao reto. Esse aumento já foi descrito anteriormente para outros teleósteos (GRAU et al., 1992; MURRAY et al., 1996). O maior número de células caliciformes no reto pode implicar na necessidade de aumento de proteção para a mucosa e sua lubrificação para a expulsão do bolo fecal (GRAU et al., 1992; MURRAY et al., 1996).

As células com grânulos em bastonete ou "rodlet cells" estão presentes no epitélio de numerosos órgãos de teleósteos marinhos e de água doce. Análises da ultraestrutura dessas células demonstraram que elas possuem função secretora (MORRISON e ODENSE, 1978; LEINO, 1982; SMITH et al., 1995). Embora a microscopia eletrônica tenha mostrado que as células com grânulos em bastonete têm a morfologia de células secretoras, pouco se sabe a respeito de sua função ou da composição de seus grânulos secretores. Estudos citoquímicos realizados por LEINO (1982) concluíram que um dos produtos dessas células é, provavelmente, uma glicoproteína neutra com afinidade pelo P.A.S., como foi observado nesse estudo.

Muitos linfócitos foram encontrados entre as células epiteliais da mucosa intestinal, sendo chamados de linfócitos intraepiteliais. Esses linfócitos, provavelmente, têm função regulatória suprimindo a resposta do sistema imune para antígenos intestinais, induzindo simultaneamente uma resposta imune na lâmina própria (PABST, 1987). Assim, o grande número de linfócitos na mucosa intestinal de peixes sugere a existência de um sistema imune local, o mucoso (ROMBOUT et al., 1989).

O reto de ambas as espécies apresentou um espessamento da camada muscular, o que tem sido correlacionado com o armazenamento temporário e expulsão do material fecal nessa área (GRAU et al., 1992; VIANNA et al., 2000). O fato de que *N. rossii* apresenta uma camada muscular interna bem mais espessa que *L. nudifrons* ao longo de todo o intestino pode ser devido a uma maior quantidade e variabilidade de presas ingeridas, em comparação com a dieta mais restrita de *L. nudifrons*.

Analisando-se os resultados obtidos pode-se propor que o hábito alimentar é um dos fatores mais importantes que afetam a evolução dos órgãos do sistema digestivo. A porção anterior do trato digestivo é particularmente afetada pela dieta consumida e, por outro lado, o intestino médio de peixes com estômago recebe o alimento significativamente digerido e difere basicamente em composição química e volume (KOROVINA et al., 1991). Sugere-se que as diferenças encontradas nos segmentos intestinais possam estar relacionadas com o metabolismo energético, o qual pode resultar em uma utilização diferenciada dos nutrientes alimentares em espécies ecologicamente diferentes, ou em indivíduos de uma mesma espécie em diferentes estações do ano.

## 6. CONCLUSÕES

→ Tanto em *N. rossii* como em *L. nudifrons* as células caliciformes secretam mucossubstâncias ácidas, ácidas ricas em grupamentos sulfatados e neutras, respectivamente, assim como a secreção conjunta de mucossubstâncias ácidas e neutras na mesma célula.

→ Existem variações na intensidade de secreção ao longo das três regiões intestinais e entre os indivíduos de *N. rossii*, havendo inclusive indivíduos em que não houve secreção de muco ácido sulfatado, principalmente nas regiões mediana e posterior do intestino. *L. nudifrons* também apresenta variações na intensidade de secreção de muco entre os indivíduos, porém existe um padrão bem mais homogêneo se comparado com *N. rossii*. Todavia, em *L. nudifrons* praticamente não existe variação na intensidade de secreção ao longo das três regiões intestinais de um mesmo indivíduo; não houve indivíduos apresentando reação negativa a nenhuma das colorações, em nenhuma das regiões intestinais, ao contrário de *N. rossii*.

→ *N. rossii* apresenta uma média de células caliciforme de 6,38 células a cada 200µm, sendo menor do que a média de *L. nudifrons*, de 7,85 células.

→ Há variabilidade individual em relação ao número médio de células de muco, assim como diferenças no número de células caliciformes em cada região intestinal analisada, em *N. rossii* e *L. nudifrons*.

→ A região posterior do intestino de *N. rossii* apresenta o maior número médio de células caliciformes, seguida pela região mediana e finalmente pela anterior. Todavia, as regiões anterior e mediana são estatisticamente semelhantes. Em *L. nudifrons* as três regiões são estatisticamente diferentes quanto ao número de célula de muco, sendo que a região posterior possui o maior número de células de muco, seguida pela região mediana e finalmente pela região anterior, tal qual é observado em *N. rossii*.



→ O número médio de enterócitos para *N. rossii* é de 34,67 células a cada 200µm, sendo semelhante a *L. nudifrons*, onde essa média é de 39,73 células na distância padrão de 200µm.

→ Os indivíduos de *N. rossii* apresentam números médios de enterócitos significativamente diferentes, porém não há diferenças significativas no número de enterócitos ao longo das regiões intestinais. *L. nudifrons* apresenta diferenças no número médio de enterócitos dos cinco indivíduos, assim como nas médias de enterócitos de cada região intestinal, na distância padrão de 200µm.

→ As três regiões intestinais são estatisticamente similares quanto ao número médio de enterócitos em *N. rossii*. Em *L. nudifrons* a região anterior do intestino possui o maior número de células absorptivas, seguida pela região mediana, que é estatisticamente similar à região anterior. A região posterior possui o menor número de enterócitos, sendo estatisticamente distinta das outras regiões.

→ A espessura média da mucosa intestinal de *N. rossii* é de 47,06µm, sensivelmente maior que a espessura média da mucosa intestinal de *L. nudifrons*, que é de 37,56µm.

→ Segundo o Teste F, há diferenças significativas na espessura mucosa entre os indivíduos de *N. rossii*, assim como diferenças na espessura ao longo das três regiões intestinais. Também existem diferenças na espessura da mucosa entre os indivíduos e entre as regiões intestinais de *L. nudifrons*.

→ Em *N. rossii* a região anterior possui a maior espessura de mucosa, seguida pelas regiões mediana e posterior, que são estatisticamente semelhantes. Em *L. nudifrons* observa-se a mesma situação, já que a espessura da mucosa na região anterior é a maior, vindo em seguida a região mediana e posterior; as duas últimas são estatisticamente semelhantes.

→ A camada muscular interna de *N. rossii* é bastante espessa, tendo em média 96,55µm, sendo que a camada muscular de *L. nudifrons* é muito mais delgada, com espessura média de 34,32µm.

→ *N. rossii* apresenta variabilidade individual na espessura da camada muscular, assim como ao longo de suas regiões intestinais. Em *L. nudifrons* também há diferenças significativas na espessura da camada muscular interna dos cinco indivíduos, e ao longo das três regiões intestinais.

→ A análise comparativa da espessura da camada muscular tanto em *N. rossii* quanto em *L. nudifrons* indica que a região posterior do intestino apresenta a maior espessura, seguida pela região mediana e finalmente pela anterior, porém estas duas últimas não são significativamente diferentes. A mesma situação é observada em *L. nudifrons*. A região posterior do intestino de apresenta a maior espessura média da camada muscular interna, seguida pelas regiões mediana e anterior. As duas últimas não são significativamente diferentes.

→ Os nichos ecológicos ocupados pelas duas espécies em questão podem determinar as diferenças e similaridades na distribuição celular e na espessura relativa das camadas intestinais do trato digestivo, assim como diferenças no tipo e na intensidade da secreção mucosa em cada região intestinal, haja visto que *N. rossii* é predadora de uma maior quantidade e variedade de presas, em comparação com *L. nudifrons*. As diferentes posições ocupadas na cadeia trófica, assim como diferentes hábitos alimentares sugerem que esses peixes podem ter sofrido processos evolutivos distintos em seus tratos digestivos, a fim de adaptarem-se morfofisiologicamente à dieta a que estão sujeitos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BRYAN, P. G. Food habits; functional digestive morphology, and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces, Siganidae) on Guam. **Pac. Sci.**, Honolulu, v. 29, p 269-277, 1975.
- BÜCHERL, W. **Técnica Microscópica**. São Paulo: Polígono, 1962. 164 p.
- BUDDINGTON, R. K.; DIAMOND, J. M. Pyloric ceca in fish: a "new" absorptive organ. **Am. J. Physiol.**, Bethesda, v. 252, n. 15, p. G65-G76, 1987.
- BURKHARDT-HOLM, P., SCHUMACHER, U., WELSCH, U.; STORCH, V. Carbohydrate-histochemistry of the intestine of teleosts with different dietary habits. **Z. mikrosk. Anat. Forsch.**, Leipzig, v. 103, n.3, p. 476-494, 1989.
- CLARK, G. **Staining procedures**. 4. ed. Baltimore: Wilians & Wilkins, 1981. 512 p.
- CULLING, C. F. A.; ALLISON, R. T.; BARR, W. T. **Cellular pathology technique**. 4. ed. London: Butterworth, 1985. 642 p.
- DeVRIES, A. L. The role of antifreeze glycopeptides in the freezing avoidance of Antarctic fishes. **Comp. Biochem. Physiol.**, Oxon, v. 90A, p. 611-621, 1988.
- DeWITT, H. H. Coastal and deep-water benthic fishes of the Antarctic. **Antartic Map Folio Series**, New York: American Geografic Society, 1971. Folio 15, p. 1-10.
- DUHAMEL, G. Biology and population dynamics of *Notothenia rossii* from the Kerguelen Islands. **Polar Biol.** Berlim, v. 1, p. 141-151, 1982.
- DZHUMALYIEV, M. K. The struture of the ephitelium in fishes from different taxonomic groups. **Biol. Nauki. Kazakh**, v.1, p. 65-75, 1982.

EASTMAN, J. T. Evolution and diversification of antarctic notothenioid fishes. **Am. Zool.**, Lawrence, v. 31, n. 1, p. 93-109, 1991.

EASTMAN, J. T. **Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment**. London: Academic Press, 1993. 322 p.

EASTMAN, J. T.; DeVRIES, A. L. Morphology of the digestive system of antarctic nototheniid fishes. **Polar Biol.**, Berlin, v. 17, p 1-13, 1997.

EVERSON, I. Fish Biology. In: LAWS, R. M. **Antarctic Ecology**. London: Academic Press, 1984. V. 2, p. 491-532.

FANTA, E. Laboratory tests on feeding interactions of some Antarctic fish from Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands). **Polish Polar Res.**, 1998.

FOSTER, T. D. The marine environment. IN: LAWS, R. M. **Antarctic Ecology**, London: Academic Press, 1984. v. 2, p. 345-371.

GON, O. & P. C. HEEMSTRA. **Fishes of the Southern Ocean**. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, 1990. 462 pp.

GRAU, A; CRESPO, S; SARAQUESTE, M. C.; GONZÁLEZ de CANALES, M. L. The digestive tract of the amberjack *seriola dumerili*, Risso: a light and scanning electron microscope study. **J. Fish Biol.**, London, v. 41, p. 287-303, 1992.

GROHSLER, T. Feeding habits as indicators of ecological niches: Investigation of Antarctic fish conducted near Elephant Island in late autumn/winter 1986. **Arch. Fish Mar. Res.**, Stuttgart, v. 42, n.1, 1994.

HERNANDEZ-BLAZQUEZ, F. J. **Absorção de lipídios e proteínas no intestino do peixe antártico *Notothenia neglecta*. Ultraestrutura.** São Paulo, 1996. Tese (Professor. Livre-Docente). Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo.

HIBYIA, T. **An Atlas of Fish Histology - Normal and Pathological Features.** Tokyo: Kodansha Ltd., 1982. P. 78-80.

JOHNSTON, I. A; BATTRAM, J. Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments. **Mar. Biol.**, New York,. v. 115, n. 1, p. 7-14, 1993.

KAPOOR, B. G.; SMT, H.; VERIGHINA, I. A. The alimentary canal and digestion in teleost. **Adv. In Mar. Biol.**, v. 13, p. 109-139, 1975.

KOROVINA, V. M.; NEYELOV, A. V.; BONDARENKO, Y. P. Intestinal anatomy and histology of the marbled notothenia *Notothenia rossii marmorata*. **J. Ichthyol.**, Bethesda, v. 31, p. 79-90, 1991.

KUPERMAN, B. I.; KUZ'MINA, V. V. The ultrastructure of the intestinal epithelium in fishes with different types of feeding. **J. Fish Biol.**, London, v. 44, n. 2, p. 181-193, 1994.

LEINO, R. L. Rodlet cells in the gill and intestine of *Castostomus commersoni* and *Perca flavescens*: a comparison of their light and electron microscopic cytochemistry with that of mucous and granular cells. **Can. J. Zool.**, Ottawa, v. 60 p. 2768-2782, 1982.

MATALLANAS, J. Datos morfológicos y morfométricos del tracto alimentario de peces del Canal de Beagle. **Misc. Zool.**, V. 12, p. 237-243, 1988.

- MOK, H. K. Notes on the classification of actinopterygian intestinal patterns. **Jpn. J. Ichthyol.**, Tokyo, v. 27, p. 29-40, 1980.
- MORRISON, C. M.; ODENSE, P. H. Distribution and morfology of the rodlet cell in fish. **J. Fish. Res. Board Can.**, Ottawa, v. 35, p. 101-116, 1978.
- MURRAY, H. M.; WRIGHT, G. M.; GOFF, G. P. A comparative histological and histochemical study of the post-gastric alimentary canal from three species of pleuronectid, the atlantic halibut, the yellowtail flounder and te winter flounder. **J. Fish Biol.**, London, v. 48, p. 187-206, 1996.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J.; GAS, N. Electron microscopic study on the gut epithelium of the tench (*Tinca tinca* L.) with respect to its absorptive functions. **Tissue Cell**, Edinburgh, v. 8, n. 3, p. 511-530, 1976.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J.; GAS, N. Structure and function of intestinal epithelial cells in the perch (*Perca fluviatilis* L.). **Anat. Rec.**, New York, v. 195, p. 621-640, 1979.
- NORTH, A. W. Review of the early life history of Antartic notothenioid fish. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. **Fish Biology of Antartic**. Berlin: Springer-Verlag, 1991. P. 71-86.
- OJEDA, F. P. Morphological characterization of the alimentary tract of Antarctic fishes and its relation to feeding habits. **Polar biol.**, Berlin, v. 5, p. 125-128, 1986.
- OLIVEIRA RIBEIRO, C. A. **Histologia, histoquímica de carboidratos e ultraestrutura superficial do trato digestivo de *Trichomycterus* sp. (Pisces, Siluroidei)**. Curitiba, 1991. 239p. Tese (Mestrado em Biologia Celular). Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

- PABST, R. The anatomical basis for the immune function of the gut. **Anat. Embryol.**, Berlin, v. 176, p. 135-144, 1987.
- RIVKIN, R. B.; PUTT, M. Diel periodicity of photosynthesis in polar phytoplankton: influence on primary production. **Science (Washington DC)**, v. 238, p. 1285-1288, 1987.
- ROMBOUT, J. H. W.; BOT, H. M.; TAVERNE-THIELE, J. J. Immunological importance of the second gut segment of carp. II. Characterization of mucosal leucocytes. **J. Fish. Biol.**, London, v. 35, p. 167-178, 1989.
- SCOCCO, P.; MENGUI, G.; CECCARELLI, P. Histochemical differentiation of glycoconjugates occurring in the tilapine intestine. **J. Fish Biol.**, v. 51, p. 848-857, 1997.
- SINHA, G. M. A histochemical study for the mucous cells in the bucco-pharyngeal region of four Indian freshwater fishes in relation to their origin, development, occurrence and probable functions. **Acta histochem.**, Jena, v. 53, p. 217-233, 1975.
- SIRE, M. F.; VERNIER, J. M. Intestinal absorption of protein in teleost fish. **Comp. Biochem. Physiol.**, v 103A, n. 4, p. 771-781, 1992.
- SMITH, S. A.; CACELI, T.; MAREI, H. E. S.; EL-HABBACK, H. A. Observations of rodlet cells found in the vascular system and extravascular space of angelfish (*Pterophyllum scalare scalare*). **J. Fish. Biol.**, London, v. 46, p. 241-254, 1995.
- STROBAND, H. W. J.; DEBRETS, F. M. H. The ultrastructure and renewal of the intestinal epithelium of the juvenile grasscarp *Ctenopharyngodon idella* (Val.). **Cell Tissue Res.**, Berlin, v. 187, p. 181-200, 1979.

- STROBAND, H. W. J.; MEER, H.; TIMMERMANS, L. P. M. Regional functional differentiation in the gut of the grasscarp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.). **Histochem. J.**, London, v. 64, p. 235-249, 1979.
- SUYEHIRO, Y. A study of the digestive system and feeding habits of fish. **Jpn. J. Zoo.**, 10 (1) : 1-303. 1942.
- VERNIER, J. M. Intestinal ultrastructure in relation to lipid and protein absorption in teleost fish. **Comp. Physiol. Basel. Karger**, v. 5, p. 166-175, 1990.
- VIANNA, A. C. C.; FANTA, E.; HAAPALAINEN, E. Comparative morphofunctional study of the intestine in the Antarctic fish *Notothenia coriiceps* and *Trematomus newnesi* (Notothenidae): histology and ultrastructure. **Naukyoku Shiryô (Antartic Record)** Tokyo. 44 (2): 61-82.